

**PALÉOGÉOGRAPHIE DU MÉSOZOÏQUE
ET HISTOIRE DES PREMIÈRES ANGIOSPERMES
D'APRÈS DAVID L. AXELROD**

par A. AUBRÉVILLE

D. I. AXELROD expose ses idées originales déjà bien connues sur l'histoire des Angiospermes dans un article de « *The Botanical Review* ¹ ». Le sujet trouve naturellement sa place dans *Adansonia* parce que ces Angiospermes primitives appartiennent — comme on en convient de plus en plus aujourd'hui — à la flore tropicale ou subtropicale et parce que le courant de pensée des botanistes d'aujourd'hui se doit d'accueillir la nouvelle théorie d'inspiration wegenerienne d'un Gondwana fragmenté en continents se séparant sous la pression des fonds océaniques en expansion. J'ai insisté dans un précédent article de cette revue ², sur la nécessité — à mon avis — pour la compréhension d'une phytogéographie explicative que la théorie dite — selon un usage maintenant établi — de la dérive des continents soit reconnue comme valable. A cette date les preuves manquaient ou plutôt elles n'étaient pas venues à ma connaissance ³. Aujourd'hui c'est fait, les géophysiciens, les géologues, les océanographes ont découvert et mesuré le mécanisme grandiose qui continue à repousser les continents depuis leur séparation du Gondwana initial. Il est naturel que sur un terrain devenu rationnellement solide — bien que « mouvant » à raison de déplacements de 1-10 cm/an — les botanistes se sentent plus à leur aise pour explorer le passé des Angiospermes et pour le dire.

En présentant dans un article du présent numéro une brochure de A. C. SMITH sur l'origine des Angiospermes, j'avais d'abord relevé ce fait que ce botaniste admettait comme fondement de ses conceptions l'idée de l'origine tropicale et subtropicale des Angiospermes au jurassique ou au trias, il y a 150-200 M.A. dans une région du Gondwana avant sa dislo-

1. Je renouvelle mes remerciements à mon confrère Th. MONOD qui m'a communiqué cet article. « *The Botanical Review* », 36, 3 : 277-319 (1970).

2. *Adansonia*, ser. 2, 9, 2 (1969).

3. Un colloque sur la dérive continentale patronné par l'UNESCO et l'Union Internationale des Sciences géologiques, s'est tenu à Montévideo en octobre 1967. 131 scientifiques de 27 pays des 6 continents y ont pris part. La plupart croyaient en la réalité de la dérive mais tous semblaient ignorer les résultats des sondages océaniques et les conclusions qui en sont aujourd'hui retirées (*Nature et ressources*, mars 1968).

cation. Mais à partir de là les idées des deux botanistes diffèrent. Pour A. C. SMITH, le berceau se confond avec la région du Pacifique d'où, à partir de l'éocène inférieur, les Angiospermes auraient essaimé par différentes voies dans le Gondwana qu'elles peuplèrent graduellement.

Pour D. I. AXELROD une flore angiospermique déjà très diversifiée occupait toute la région intertropicale de la Terre avant la fragmentation du Gondwana et le glissement de ses plaques continentales. La divergence des conceptions entre ces deux botanistes est fondamentale.

Mais revenons au point de départ et suivons AXELROD. Pour lui les Angiospermes ont existé longtemps avant le crétacé. Leur origine pourrait se trouver dans le permien supérieur. Des fossiles remontent au moyen jurassique et peut-être au trias supérieur, c'est-à-dire 50-80 M.A. avant la période explosive des Angiospermes. AXELROD cite quelques fossiles : de feuilles, au trias *Senmiguelia* du Colorado; au jurassique, *Propal-mophyllum* en France, *Saisendoefites* en Allemagne, *Phyllites* en Angleterre, *Palmoxyton* dans l'Utah (U.S.A.); de fruits, *Carpolithus* en France, *Onoana* en Californie. Ils sont rares, mais ils surgissent de partout.

Cependant dans les nombreux fossiles des flores jurassiques et triasiques des terres de basse altitude on ne trouve pas trace d'Angiospermes. AXELROD en donne une raison originale qui lui est très personnelle. Les Angiospermes auraient pris naissance au précrétacé dans les régions chaudes tropicales, mais aux hautes altitudes sous un climat relativement tempéré, sans froids. Si l'on n'y trouve pas de fossiles, c'est que l'érosion les a détruits. Pourquoi leur évolution ne s'est-elle pas manifestée dans les bas pays au jurassique ou même plus anciennement? C'est que le Gondwana tropical, qui n'était pas encore morcelé était soumis à des régimes de moussons comportant une saison torride, prouvée par les dépôts d'évaporites et éoliens à l'intérieur de vastes bassins. Les Angiospermes étaient ainsi confinées aux hautes altitudes.

Avec la formation des océans qui débute au trias moyen (200 M.A.) pour le bassin nord-atlantique, au jurassique supérieur (150 M.A.) pour le bassin sud-atlantique, et à la fin du crétacé inférieur (110 M.A., albien inférieur) pour le bassin du moyen atlantique, puis l'extension des mers épirogéniques au crétacé (avec maximum au cénomani) les climats tropicaux deviennent plus humides et moins torrides, les Angiospermes peuvent alors descendre dans les bas pays. La dominance des Angiospermes au crétacé inférieur coïncide donc avec la fragmentation du Gondwana.

Les Angiospermes envahissent en pays tropical les terres de moyennes altitudes, puis les terres basses et progressivement aussi les régions de moyenne latitude où elles trouvent des conditions climatiques qui ne s'éloignent pas trop de celles des hautes montagnes tropicales. Au crétacé inférieur, pendant l'aptien, il y a des traces d'Angiospermes aux moyennes latitudes, mais elles y sont encore beaucoup moins nombreuses que les Gymnospermes et les Fougères. Au crétacé supérieur, depuis la fin de l'albien et au cénomani, elles sont déjà dominantes et très diversifiées. Les premiers fossiles d'Angiospermes du crétacé inférieur montrent immédiatement une grande diversité systématique. Les bois aptiens d'Angleterre

ne sont ni annonaliens, ni magnoliens, ni hamaméliens, mais sont structurellement évolués. Pour CHANDLER, le fruit jurassique d'*Oonoa* de Californie n'est pas primitif mais rappelle plutôt les Icacinacées. L'évolution s'est manifestée très tôt.

La séparation des continents se manifesta phylétiquement par des lignées évolutives distinctes. Des flores régionales se diversifièrent.

De la conception d'AXELROD de l'origine montagnarde en zone tropicale des Angiospermes, on peut conclure que les flores tropicales après le crétacé sont des adaptations de la flore orophile aux climats chauds de basse altitude et aussi, ce qui avant AXELROD n'a à ma connaissance jamais été exprimé, que les flores tempérées dérivent par adaptation des flores tropicales montagnardes aux climats plus froids. C'est cette idée de la formation des flores tempérées par adaptation des flores tropicales que j'avais également suggérée (1969). La phytogéographie moderne constate — c'est l'évidence même — cette coupure biologique et morphologique entre flore tropicale et flore tempérée. Quelle soit totale, brutale, sans formes de transition est anormal du point de vue d'un raisonnement biologique. C'est un domaine de pensée et d'observation qui me semble-t-il n'a pas été beaucoup exploré.

TAKHTAJAN (1969) — cité par AXELROD — a exposé cependant que des séries phylogénétiques peuvent être décelées dans les forêts de montagne tropicales montrant des formes de transition entre des éléments tropicaux et tempérés dans plusieurs familles et genres.

Aujourd'hui les flores tropicales et subtropicales sont devenues extraordinairement riches et se sont répandues dans la plus grande complexité anarchique sur la terre.

AXELROD dénombre 54 familles pantropicales dépassant peu la zone intertropicale; 36 autres sont discontinues dans cette zone, 12 reliant Amérique-Afrique-Madagascar, 16 Afrique-Madagascar et la région indo-australienne, 8 Amérique et Indo-australasie; 125 autres ont un développement optimum dans les tropiques et comptent comparativement peu de représentants en régions extratropicales.

Quant aux genres, il compte 287 genres pantropicaux, 91 communs à l'Amérique, l'Afrique et Madagascar, 289 reliant l'Amérique à l'Afrique-Madagascar et s'étendant à l'Indo-Australasie, 37 communs à l'Amérique et l'Indo-Australasie.

Cette diversité, et aussi les disjonctions entre espèces d'un même genre, d'une même tribu et tribus de même famille, séparées par des océans tropicaux s'explique principalement et initialement par la séparation des continents à partir de l'éocène inférieur. Elles suggèrent naturellement la conception d'une flore plus homogène existant avant la division du Gondwana, fragmentée ensuite et ayant alors évolué séparément après l'isolement, mais parfois parallèlement.

AXELROD donne de nombreux exemples de ces familles actuelles divisées en multiples tribus et genres dispersés à la surface de la terre.

Où fut le berceau des souches ancestrales? A la lecture de l'exposé d'AXELROD il me semble que le polytopisme des Angiospermes et voire

leur polyphylétisme sont des notions qui s'imposent. Elles sont apparues à l'intérieur de la zone intertropicale parmi les Gymnospermes et les Fougères — à haute altitude dit AXELROD — probablement dans les régions les plus variées, l'évolution étant plus active ici que là, pour des raisons qui ne nous apparaissent pas. La vie végétale, la vie tout court, n'était pas partout possible, les conditions bioclimatiques ayant toujours opposé des freins et des obstacles, mais là où elles laissaient des possibilités de vies, les préangiospermes, puis les angiospermes ont évolué. Telles régions ont été « avantagées » peut-être. La richesse floristique en types primitifs, et la richesse systématique tout court, de régions telle que la région Pacifique entre l'Assam et Fidji, objet de l'étude de A. C. SMITH furent peut-être de ces régions où aux plus lointains temps géologiques la poussée évolutive fut spécialement accentuée. TAKHTAJAN (1959) — cité par AXELROD — a été également impressionné par cette flore. Il écrit que bien que les pays tropicaux de basse altitude de l'Asie du Sud-est soient caractérisés par une grande diversité de formes taxonomiques et biologiques chez les Angiospermes, ils contiennent significativement moins de formes primitives et phylogénétiquement intermédiaires que les forêts de montagne et les forêts subtropicales de l'Asie tropicale. A. C. SMITH et AXELROD peuvent trouver dans cette observation une confirmation de certaines de leurs idées. Mais cela ne s'oppose pas à la conception majeure d'AXELROD, que nous partageons, que le développement et l'évolution des Angiospermes furent généralisés dans toutes les parties de la zone tropicale du Gondwana, avant et après son éclatement, où la vie végétale existait déjà et non pas seulement en quelques rares zones privilégiées.

Les adaptations de certaines Angiospermes aux conditions arides du climat sont vraisemblablement parfois aussi anciennes que le développement initial des Angiospermes. AXELROD reconnaît dans les plantes du désert deux groupes. Celles qui ont des alliés dans les flores humides des régions voisines et qui se sont adaptées à une aridité croissante durant le cénozoïque. Celles qui n'ont aucune parenté dans les flores humides et qui appartiennent à des groupes reliques d'anciens climats arides, peut-être du crétacé inférieur ou plus anciens.

Il y a dans ce travail d'AXELROD, une grande variété et une grande richesse de pensée, dont nos botanistes tropicaux peuvent retirer le meilleur profit.

Laboratoire de Phanérogamie,
Muséum, PARIS.